

館岡 亜緒*: マダガスカルのウシノケグサ群

Tuguo TATEOKA*: Festucoid grasses in Madagascar

ここにとりあげるウシノケグサ群は、ウシノケグサ族、カラスムギ族、ハリノホ族、コムギ族の4族を含む意味のもので、約130属からなるイネ科のなかの大きなグループである。このグループの進化史について、すでに若干の報文を予報的に発表したか、この報文もその1つである。

マダガスカルイネ科植物は、これまで主として A. Camus 女史により研究され、多数の新種や新属が記載された。しかし、フロラとしてまとめるにはなお多くの問題が残されているので、パリーの自然史博物館で編纂されている Flore de Madagascar のイネ科の部分はなお出版されていない。Camus 女史の共同研究者である Dr. J. Bosser によって、この十数年間に新たに膨大な資料が集められ、その研究がこれから積極的に進められようとしているところである。

筆者は1964年の6月末から7月にかけて、ほぼ4週間マダガスカルに滞在する機会をもった。目的が野生イネの採集であったので、ウシノケグサ群については十分な時間をさくことができなかったが、首府のタナナリブにあるマダガスカル科学研究所 (Institut de Recherches Scientifiques à Madagascar) の腊葉庫において標本を調べることができ、またそのよく整備されている図書室において文献を調べることができた。さらに、この研究所の所員である Dr. J. Bosser および Mr. P. Morat の協力によって、Ankaratara 山塊や Angavukely に数日にわたる採集旅行をおこない、実際に相当数のウシノケグサ群の種類を採集することができた。

マダガスカルにおいてウシノケグサ群が生育しているのは、大体1500mをこえる山地で、Ankaratra を中心とする中央高原、南東部の Andringitra 山および北部の Tsaratanana 山塊がその主要な地域である。ウシノケグサ群は温帯系のもので、熱帯、亜熱帯の平地には全然みられず、また全体として北半球に多く、南半球には少ない。マダガスカルにでてくるウシノケグサ群の種類はごく限られたものである (後述参照)。しかし、北半球の温帯に広がっている種類には、起原が比較的新しいと考えられるものが多く、古い型のはむしろ熱帯～亜熱帯の山地を中心として、世界各地に散在的にみられるものである。そこで、種類が少ないといっても、マダガスカルのように熱帯～亜熱帯に含まれ、さらに生物地理学的に特異な地域において、ウシノケグサ群がどのような状態にあるかを明らかにすることは、この群の進化史を追求していく上に重要な意味をもつものである。

さきへのべたように、マダガスカルイネ科のフロラはなおまとめられておらず、筆

* 国立科学博物館, National Science Museum, Ueno Park, Tokyo.

者の理解のおよんだ範囲も限られたものであるが、下記の事実が明らかになったので、ここにまとめる。

マダガスカル産のウシノケグサ群の属は、*Brachypodium* (ヤマカモジグサ属)、*Bromus* (スズメノチャヒキ属)、*Pseudobromus*, *Festuca* (ウシノケグサ属)、*Poa* (イチゴツナギ属)、*Helictotrichon* (ミサヤマチャヒキ属)、*Calamagrostis* (ヤマアワ属)、*Agrostis* (ヌカボ属)、*Anthoxanthum* (ハルガヤ属) の9属で、その大部分は本邦にもみられ、*Pseudobromus* 以外の属は広い分布をもつものである。それぞれの属の概略とマダガスカル産の種類は次の通りである。

1. **Brachypodium.** *B. madagascariense* A. Camus et H. Perrier; *B. perrieri* A. Camus, *B. humbertianum* A. Camus の3種が知られており、すべてマダガスカル特産のものである。筆者は *B. perrieri* に入ると思われる7点の標本と *B. madagascariense* の基準標本を検討したが、これらは相互によく類似しており、記載によってみても *B. perrieri* と *B. madagascariense* はきわめて近い。また *B. humbertianum* も、Camus (1955) の記載を検討すると、上述の2種と極端に異なるものではなく、これら3種は、あるいは将来2種または1種に統合されるかもしれない。さらに、このマダガスカル産の *Brachypodium* は *B. sylvaticum* P. Beauv. (ヤマカモジグサ) に形態的によく似ており、おそらく近い類縁関係にあるものと思われる。

Brachypodium には全世界で14~20種が認められるが、熱帯アフリカの山地から南アフリカに *B. flexum* Nees, 南アフリカに *B. bolusii* Stapf が分布している。この2種はともに *B. sylvaticum* に近いもので、*B. sylvaticum* はセイロンからインド南部の山地にも分布している。将来のくわしい研究が望まれるが、マダガスカル、熱帯東アフリカ~南アフリカ、セイロン~インド南部にでてくる *Brachypodium* は、*B. sylvaticum* を中心とする1つの complex に属するもので、それぞれの地域において、ある程度の、あるいはかなりの分化が生じているものとみて差支えないように思われる。

すでに他の報文 (1962) でのべたように、*Brachypodium* の種類にはいろいろの染色体数が知られているが、これまでの報告によると *B. sylvaticum* とその近縁種はすべて $2n=18$ を示している。マダガスカル産の *Brachypodium* および *B. bolusii* の染色体数はなお判明しておらず、これらについては将来の研究をまつほかはない。

2. **Bromus.** マダガスカル産のはっきりした種類は *B. trichodes* Kunth ののみと思われる。この種類はマダガスカルの東方のインド洋上に位置するレユニオン島とマダガスカルの Andringitra 山に特産のものである。

Bromus は牧草として重要な種類を含み、多くの研究者にとりあげられている属で、その系統分化について、細胞遺伝学的にもくわしく研究されている。多数の種類を含むが、通常5節 (*Eubromus*, *Bromium*, *Bromopsis*, *Ceratochloa*, *Neobromus*) にわけら

れ、Stebbins (1956) はその分化についての研究結果を要約している。それによると、*Eubromus* と *Bromium* は地中海地方から近東に分布の中心をもつ新らしい起原のもので、*Bromopsis* は広い分布をもち、より一段古い型のグループで、*Ceratochloa* と *Neobromus* は主として遺存的な種類からなり、新大陸に生育しているグループである。

筆者は *B. trichodes* の標本を 1 点のみみることができた。その標本では小穂の特徴はよく調査できたが、根や稈基部の特徴は十分には調査できず、この種類が一年生であるか多年生であるかを明確に理解できなかった。*Eubromus* と *Bromium* は一年生で、*Bromopsis* は多年生で、この年生の差異は *Bromus* の節のレベルでの分類に重要なものである。しかし、小穂の特徴からすると、*B. trichodes* は *Bromopsis* にもっとも近く、おそらくこの節に含まれるものと思われる。*Bromopsis* はセイロン〜南インドにはみられず、南アフリカと東アフリカの山地に僅数種が分布している。*B. trichodes* とアフリカ産の *Bromopsis* の関係について、今後の研究が望まれる。北米産の *Bromopsis* の種類の相互関係については、すでに Wagnon (1952) のくわしい研究が発表されている。

3. **Pseudobromus.** この属は Camus (1930, 1946, 1955), Hubbard (1949) らにより分類学的に研究されており、一応 8 種にまとめられる。そのうちの 3 種はアフリカ大陸東部〜南部の山地にみられ、他の 5 種がマダガスカル産のものである (表 1 参照)。一見 *Bromus* に近いようにみえるものであるが、de Winter (1951) は南アフリカ産の *Pseudobromus africanus* Stapf の外部形態および解剖学的特徴を研究して、これが *Bromus* と明確に異なり、*Festuca* に近いことを明らかにした。*Pseudobromus* と *Festuca* とは次の点で区別される。つまり *Pseudobromus* の外穎は 3 脈 (または 5 脈であるが 1 対の脈はごくうすい) をもつのに、*Festuca* では 5 脈で、1 小穂に含まれる小花数が *Pseudobromus* においてより少ない。

筆者はさいわい *Pseudobromus* の大部分の種類の標本を調べることができ、また標本の調査できなかった種類については記載によって検討した。その結果によると、*Pseudo-*

表 1 *Pseudobromus* の種類と小花数

	1 小穂 1 小花	1 小穂 2〜3 小花
アフリカ大陸	<i>P. africanus</i> <i>P. silvaticus</i>	<i>P. brassii</i>
マダガスカル	<i>P. breviligulatus</i>	<i>P. biflorus</i> <i>P. tenuifolius</i> <i>P. ambilobensis</i> <i>P. humbertianus</i>

bromus の種類は小花数、葉舌の長さ、花序の粗密、葉身の大きさ、外穎の脈の状態などで区別されるもので、特に変わった特徴をもつ種類はみられない。つまりこの属の種類は相互に強くむすびついたものである。この属において、1小穂に1小花を含む種類から3小花を含むものまでであるが、表1にあるように、それらはアフリカ大陸とマダガスカルに平行的にみられるものである。*Pseudobromus* は明らかにアフリカ大陸東部～南部およびマダガスカルに共通の要素で、*Pseudobromus* ときわめて類似した形態の植物は、これらの地域以外からは知られていない。

4. **Festuca.** *F. perrieri* A. Camus と *F. camusiana* St. Yves の2種が知られている。残念なことに、筆者はこれらの標本を全然みることができなかった。記載によると、*F. perrieri* はマダガスカルに固有のものであるが、南アフリカから東アフリカの山地にみられる *F. costata* Nees に近縁と思われる。*F. camusiana* は東アフリカの山地にもみられ、マダガスカルに固有のものではない。しかし、東アフリカ産の *F. camusiana* は *ssp. chodatiana* St. Yves とされており、マダガスカル産の *F. camusiana* と多少の差異があるものである。

Festuca の分布はほぼ世界的で、種類数も多く、種間の相互関係を追求することはきわめてむずかしい。セイロンやインド南部にはこの属は分布しておらず、オーストラリア、ニュージーランド、南アメリカには相当数の種類があるが、それぞれの地域に固有のものが多く、筆者の理解のおよんだ範囲でみるとマダガスカル産の種類と強くむすびつくものはみられない。つまり、マダガスカル産の *Festuca* は東アフリカ～南アフリカ産の種類ともっとも関係の深いものと思われる。

5. **Poa.** *P. ankaratrensis* A. Camus, *P. perrieri* A. Camus, *P. madecassa* A. Camus (= *P. madagascariensis* A. Camus) の3種が知られている。*P. madecassa* はレユニオン島にも分布しているが、他の2種はマダガスカルに固有のものである。*Poa* は非常に複雑な属であって、筆者はこれらの種類と他の地域に生ずる種類との関係を検討できなかった。

Poa の分布状態や起原は、最近 Hartley (1961) によりくわしく検討された。Hartley は、i) *Poa* は発達の高度の段階にある属で、その生活の許される地域には世界的に展開しおわっていること、ii) *Poa* の起原は古く、その属の構成はきわめて複雑で、遺存的な種類から第四紀以降に分化した種類までみられること、iii) このような複雑な構成のものであるが、*Poa* は一つのグループとしてよくまとまったもので、この属としての起原は単系統的なものと考えられること、などの事実を明らかにしている。この研究結果からしても、マダガスカルに *Poa* の固有種があることはきわめて自然なことである。

6. **Helictotrichon.** *H. humbertii* A. Camus と *H. avenoides* A. Camus の2種が記録されており、これら2種はよく似たものである。ともにマダガスカル特産の種類である。

すでに他の報文 (1963) で詳述したように、*Helictotrichon* は古い型のグループで、世界各地に固有の種類が数多くみられる。インド南部からセイロンにも僅数種みられ、アフリカ大陸には相当数の種類がある。マダガスカル産の *Helictotrichon* と他の地域のものとの類縁関係については今後の研究を要する。近年このグループを克明に研究している Holub (1958, 1962) も、アフリカ～マダガスカル産の種類については、なお詳細な研究を発表していない。

7. **Calamagrostis.** *C. emirnensis* Th. Dur. et Schinz のみがマダガスカル産のものとして記録されており、これは特産の種類である。しかし、おそらく他に若干の種類があるように思われる。筆者の採集品のなかにも、典型的な *C. emirnensis* とかなり異なった *Calamagrostis* がある。

Calamagrostis はインド南部～セイロンにはみられず、南アフリカには *C. epigeios* Roth var. *capensis* Stapf のみが産し、東アフリカの高山には *C. epigeios* var. *capensis* と *C. hedbergii* Melderis の 2 種がある。*C. emirnensis* と *C. epigeios* var. *capensis* とは形態的にかなり異なり、類縁が近いとは思われない。筆者は *C. hedbergii* を十分に検討できなかったため、これと *C. emirnensis* の関係についてのべることはできない。

8. **Agrostis.** *A. elliotii* Hook., *A. macrojejiensis* A. Camus, *A. tsaratananensis* A. Camus, *A. decaryana* A. Camus の 4 種が記録されており、すべてマダガスカルに固有種である。Camus (1931, 1950) はこれらの種類の差異を列挙しているが、特異な特徴をもつ種類はみられない。

Agrostis は *Poa* と同様に分布が非常に広く、複雑な構成の属で、各地に固有種が数多くみられる。マダガスカルとアフリカ大陸の中間に位置するコモロ群島にも特産の種類が 1 種あり、レユニオン島にも若干の固有種がある。これらの島とマダガスカルとの共通種は知られていない。

Agrostis の外部形態にはかなりの退化が起っており、この属が進んだ段階のものであることが推測されるが、分布状態と属の構成をみると、その起原はかなり古いものと思われる。

9. **Anthoxanthum.** これまでに記録されているものは *A. madagascariense* Stapf 1 種のみであるが、Dr. Bosser によると、他におそらく新種として記載するべきものが 1 種 (以下 *A. sp.* とする) ある。さいわいこれらの標本を調べることができたが、*A. madagascariense* と *A. sp.* とは全体として、また小穂の細部においてもよく似ていて、類縁のごく近いものであることは疑いない。これら 2 種の差異は雄蕊の長さ、第 3 小花の長さ、葉の幅などにあるものである。*A. madagascariense* はマダガスカルに固有の種類で、*A. sp.* もおそらく固有のものと思われる。

Anthoxanthum は全世界で 20～25 種からなる属で、その分布は興味あるものである。

温帯を好むものであるにもかかわらず、熱帯の高山にかなり入りこんでおり、ニューギニアからインド、中国、日本にかけてはほぼ10種、地中海地方から欧州、中近東に4~7種、東アフリカの高山に1種、南アフリカに4種、マダガスカルに2種分布しているものである。東アフリカの高山にみられる *A. nivale* K. Schum. は多型な種類であるが、マダガスカル産の *Anthoxanthum* とははっきりと異なっていて、これはむしろ欧州産の種類により近い。残念なことに、筆者は南アフリカ産の *Anthoxanthum* の標本を調べることができず、マダガスカル産のものとの十分な比較はできていない。

Anthoxanthum は *Hierochloe* (コウボウ属) にきわめて近縁のもので、外部形態からみると *Hierochloe* がより原始的である。つまり、*Hierochloe* では第1小花と第2小花が雄性で、2片の包穎がほぼ同長であるが、*Anthoxanthum* では通常第1小花と第2小花の花も内穎も退化しており、第1包穎が第2包穎より小形である。ところが、南アフリカ~マダガスカル産の *Anthoxanthum* は包穎の特徴では *Anthoxanthum* であるが、しばしば第1小花および第2小花に内穎と雄蕊がみられる。いわば、*Anthoxanthum* と *Hierochloe* の移行的な段階にあるものである。また、これまでの報告では、*Anthoxanthum* の染色体基本数は5で、*Hierochloe* では7であるが、この場合7からの減少の結果として5が生まれたと推定される。南アフリカ~マダガスカル産の *Anthoxanthum* の染色体数はなお全然知られていないが、あるいは7の段階を保持しているものがみつかるかもしれない。*Anthoxanthum* の分化の過程はその分布をみても複雑なものに違いなく、古型の種類がでてくる地域をそのままその起原の地域とみることはできない。いまのところ、南アフリカ~マダガスカル産の *Anthoxanthum* が外部形態的に古型のものであることが指摘されるのみである。

以上の概括からして、ウシノケグサ群の進化史をみていく上に有意義と思われる次の4点が指摘される。

i) マダガスカルのウシノケグサ群は非常に高い固有率をもっている。上述の概括からすると、マダガスカルのウシノケグサ群は一応23種となるが、そのうち20種がマダガスカル特産で、1種 (*Festuca camusiana*) は東アフリカの山地と共通で、2種 (*Bromus trichodes*, *Poa madecassa*) はレユニオン島と共通である。これは87%の固有率に相当する。しかも *Festuca camusiana* はアフリカ大陸と共通といっても、大陸のものとマダガスカルのは亜種のレベルで別にされるものである。今後の研究によって、マダガスカル特産とされている種類で、他の地域に分布しているものと統合されるものもでてくるかもしれないが、この固有率についての大勢は変わりそうもない。

このような高い固有率は、マダガスカルの全体としてのフロラの特徴の1つであるが、ウシノケグサ群のように、熱帯~亜熱帯では山地にしか生育できないグループにおいて特に顕著になることは当然のことである。

ii) このように固有率は非常に高いのであるが、マダガスカルのウシノケグサ群のフ

ロラは南アフリカ～東アフリカの山地のフロラとかなりの類似をもっている。これは *Pseudobromus* や *Festuca* において明らかである。

iii) マダガスカルの上シノケグサ群には、上シノケグサ群全体のなかで特に古型に属すると考えられる属はみられない。ここにいう古型の属とは、メキシコの山地にみられる *Metcalfia*, ジュアン・フェルナンデツに分布する *Megalachne* のようなものである。

iv) マダガスカルの上生物相がインド大陸のそれとかなりの関連をもつことはよく知られているが、上シノケグサ群においては、この検討のおよんだ範囲でみると、そのような関連はみとめられない。このマダガスカルとインド大陸との上生物相の関連は、いわゆるレムリア陸橋を仮定するか、あるいは大陸漂移の考えを入れて説明されているが、近年の地球科学の進歩は、独自の観点から大陸漂移の考えを支持している。最近の研究によるとインド大陸がマダガスカルと離れたのは第三紀初期とのことで、第三紀初期には上シノケグサ群の古型の属はすでに生まれていたと考えられる（館岡未発表）が、その古型の属が、漂移が起る前のインドとマダガスカルを含む大陸にどの程度展開していたかについては、いまのところ想像の域をでない。たとえかなり展開していたとしても、上シノケグサ群は暑さにごく弱いものであるで、その後には起った大きな気候の変化のために、少なくとも大部分の種類は死滅してしまったと考えられる。

はじめにふれたように、マダガスカルの上イネ科のフロラの研究はなお初期的な段階にあり、上述の検討もそのような不完全な土台の上になされたものである。この生物地理学的に興味ある地域のフロラ的全貌が明らかにされる日が、早くおとずれることを願わずにはおられない。

おわりに、東アフリカからマダガスカルへの採集旅行の費用を負担されたロックフェラー財団に、またマダガスカルにおいて大変お世話になった Dr. J. Bosser および Mr. P. Morat に深く感謝します。

Summary

The festucoid grasses found in Madagascar are enumerated. Species in the following genera are distributed in Madagascar: *Brachypodium*, *Bromus*, *Pseudobromus*, *Festuca*, *Poa*, *Helictotrichon*, *Calamagrostis*, *Agrostis* and *Anthoxanthum*. It was found that especially ancient festucoid genera, such as *Megalachne* and *Metcalfia*, are lacking in Madagascar, and that the festucoid grasses of Madagascar and India have no obvious relationship. Although the large majority of the festucoid grasses in Madagascar are endemic to the island, they are more or less related to the mountain grasses in East and South Africa.

引用文献

Camus, A. 1930. Bull. Soc. Bot. Fr. **77**: 511-513. — 1931. Ibid. **78**: 34-36. —

1946. Not. Syst. **12**: 149-151.—1950. Bull. Soc. Bot. Fr. **97**: 80-81.—1955. Ibid. **102**: 120-122. De Winter, B. 1951. Bothalia **6**: 139-151. Hartley, W. 1961. Austral. J. Bot. **9**: 152-161. Holub, J. 1958. Klášť. et Coll.: Philipp Maximilian Opiz und seine Bedeutung für Pflanzentaxonomie, 101-133.—1962. Acta Horti Bot. Pragensis 1962: 75-86. Hubbard, C. E. 1949. Kew Bull. **1949**: 341. Stebbins, G. L. 1956. Amer. J. Bot. **43**: 890-905. 館岡亜緒 1962. 植研雑 **37**: 225-230.—1963. 同 **38**: 208-214.

〇イワウチワの八重咲 (山崎 敬) Takasi YAMAZAKI: Double flower of *Shortia uniflora*

イワウチは栽培困難なので、美しい植物であるが一般にはあまり栽培されていない。しかし特殊な山草家の中には、これの色々な変りものを集めているものがある。その中にヤエイワウチワとよんでいる八重咲のものがある。おしべ、めしべがすべて弁化し、径 3.5 cm ほどで、丁度カーネーションを小さくしたような淡紅色のみごとな花である。栽培が容易ならすばらしい園芸植物になるが、そういかないのは残念である。榎本一郎氏によって武蔵、伊豆岳で1957年1株みつけれただけで、其後現地でもあらわれない。
(東京大学理学部植物学教室)

Shortia uniflora Maxim. forma **plena** Yamazaki f. nov.

Corolla plena.

Hab. Musashi, Izugatake alt. 600 m (I. Enomoto, Apr. 8, 1957).



Photo. Apr. 1962. $\times 1/2$.